К ПРОБЛЕМЕ ЭВОЛЮЦИИ НАДПОЧЕЧНЫХ ЖЕЛЕЗ И ИХ НЕРВНЫХ СТРУКТУР У ПОЗВОНОЧНЫХ

Г. Б. Агарков

(Институт зоологии АН УССР)

Настоящее сообщение является результатом изучения морфологии и иннервации надпочечников некоторых позвоночных животных в сравнительно-анатомическом аспекте.

Надпочечным железам, особенно их корковому веществу, отводится большая роль в защитных и компенсаторных реакциях организма. Согласно концепции Селье (Selye, 1960), нейрогуморальная регуляция функции коркового вещества надпочечников является ведущей. В предыдущих наших сообщениях (Агарков, 1963а, 1963б, 1964а, 1964б) детально описаны нервные структуры надпочечных желез человека в онтогенезе в норме и патологии, а также некоторых млекопитающих в норме и в условиях эксперимента. Отмечены адаптивные особенности нервных структур надпочечников. Установлено, что наряду с нейрогуморальной регуляцией функций коркового вещества надпочечных желез большое значение имеет также нервно-проводниковая, особенно в условиях реакции напряжения. Было показано также, что в стрессорной реакции наряду с корковым веществом принимают участие мозговое вещество надпочечников, щитовидная и половые железы.

Морфология надпочечных желез млекопитающих изучена достаточно полно (Богомолец, 1905; 1909; Дииздерев, 1909; Дзержинский, 1910; Голуб, 1936; Дурицын, 1942; Коблов, 1953; Lever, 1953; Круминя, 1958; Botar, 1959; Лобко, 1958, 1961, 1962, 1963, 1966; Агарков, 1964в—1966). Строению надпочечных желез у представителей других классов позвоночных посвящены лишь единичные исследования (Soulie, 1903; Иванов, 1930; Мицкевич, 1957).

Материалом для нашего исследования послужили надпочечные железы таких позвоночных: костистые рыбы — сом (*Silurus glanis*), карп (*Cyprinus carpio*); хвостатые земноводные — тритон обыкновенный (*Triturus vulgaris*), саламандра пятнистая (*Salamandra salamandra*), аксолотль (*Amblystoma tigrinum*); бесхвостые земноводные — жаба серая (*Bufo bufo*); пресмыкающиеся — гаттерия (*Sphenodon punctatum*), суповая черепаха (*Chelonia mydas*), среднеазиатская черепаха (*Testudo horsfieldi*), болотная черепаха (*Emys orbicularis*), ящерица прыткая (*Lacerta agilis*), игуана (*Iguana tuberculata*), варан серый (*Varanus griseus*), уж обыкновенный (*Natrix natrix*), полоз желтобрюхий (*Coluber jugularis*), кобра (*Naja naja*), гадюка обыкновенная (*Vipera berus*), гюрза (*Vipera libetina*); птицы — пингвин адели (*Pygoscelis adeliae*), курица домашняя (*Gallus gallus*), павлин (*Pavo cristatus*), голубь сизый (*Columba livia*), гусь серый (*Anser anser*), кряква (*Anas platyrhynchos*), воробей домовый (*Passer domesticus*); млекопитающие — кенгуру гигантский (*Macropus giganteus*), бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus*), еж обыкновенный (*Erinaceus europaeus*), крот (*Talpa europaea*), выхухоль (*Desmana moschata*), кролик (*Oryctolagus cuniculus*), хомяк обыкновенный (*Cricetus cricetus*), белка обыкновенная (*Sciurus*

vulgaris), крыса серая (*Rattus norvegicus*), полевка обыкновенная (*Microtus arvalis*), морская свинка (*Cavia porcellus*), нутрия (*Myopotamus coypus*), кот домашний (*Felis domestica*), рысь (*Felis lynx*), каракал (*Felis caracal*), собака домашняя (*Canis familiaris*), енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*), антилопа гну (*Cannochaetes gnu*), коза домашняя (*Capra hircus*), бык домашний (*Bos taurus*), буйвол (*Bubalus bubalus*), муфлон (*Ovis ammon*), помесь ватуси и батенга, осел домашний (*Asinus asinus*), лошадь домашняя (*Equus caballus*), слон индийский (*Elephas maximus*), мартышка зеленая (*Cercopithecus sabeus*), макак резус (*Macacus rhesus*), гамадрил (*Papio hamadryas*). Были исследованы также надпочечные железы от трупов людей разного возраста.

С целью изучения нервных структур надпочечников были применены препарирование (макро-микроскопическое исследование по В. П. Воробьеву), импрегнация нервных компонентов по Бильшовскому—Грос—Лаврентьеву с последующей подкраской препаратов кармином или с золочением и подкраской азур-II-эозином и гематоксилином Бемера, а также импрегнация по Кампосу и по Ренсону. Морфологические структуры надпочечников изучали обычными гистологическими методами.

Анализ полученных данных показал, что надпочечные железы и их нервные аппараты у исследованных животных претерпевают существенные изменения в связи с адаптацией последних к условиям внешней среды. Так, у костистых рыб хромаффинная и интерреналовая ткани расположены раздельно, образуя так называемые надпочечные (супрареналовые) и межпочечные (интерреналовые) тельца. Элементы хромаффинной ткани встречаются как в форме отдельных клеток, так и в виде включений в интерреналовую ткань, или располагаются около нее со стороны, обращенной в просвет кровеносных сосудов. Интерреналовая ткань встречается только в области головных почек. Нервные структуры представлены нервными сплетениями и примитивными нервными окончаниями, отдельными нервными клетками или группами клеток, которые расположены в основном вдоль стенок сосудов. У хвостатых земноводных, в том числе и у аксолотля, уже наблюдается тесное соприкосновение хромаффинных и интерреналовых клеток в переднем и переслаивание их в заднем отделе органов. Надпочечники располагаются на внутренней поверхности почек. У бесхвостых земноводных наблюдается полное переслаивание хромаффинных и интерреналовых клеток, надпочечники у них находятся на вентральной поверхности почек и представляют собой две симметричные желтоватые узкие полоски. Нервные компоненты у хвостатых земноводных представлены нервными сплетениями, по ходу которых располагаются округлые нервные клетки с четко выраженными большими круглыми ядрами; значительное количество нервных клеток мало дифференцировано. В местах переслаивания хромаффинной и интерреналовой тканей симпатобласты вместе с нервными волокнами проникают в эпителиальные структуры мезодермы. Нервные окончания имеют примитивную пуговчатую и усикообразную форму (рис. 1).

У бесхвостых земноводных благодаря бóльшему переслаиванию хромаффинной и интерреналовой тканей наблюдается более полное проникновение симпатобластов в интерреналовую ткань. Выявлено значительное количество одиночных нервных клеток и микроганглиев. Отдельные группы интерреналовых и хромаффинных телец обнаружены в околопочечной клетчатке и в паренхиме почек. Объединение интерреналовых и хромаффинных телец в один орган и образование парных надпочечников с общим нервным аппаратом можно трактовать как

адаптацию низших позвоночных к новым экзогенным факторам — к жизни на суше.

У пресмыкающихся наблюдается дальнейшее преобразование надпочечных желез. Только у гаттерии, сохранившей черты древней ископаемой формы, надпочечники как по форме, так и по гистоморфологии клеток и нервных компонентов очень напоминают надпочечные железы бесхвостых земноводных. У болотной и среднеазиатской черепах надпочечники имеют форму вытянутых валиков, расположенных у ворот почек. Клетки коркового и мозгового вещества переслаиваются, элементы мозговой ткани располагаются главным образом вдоль центральной

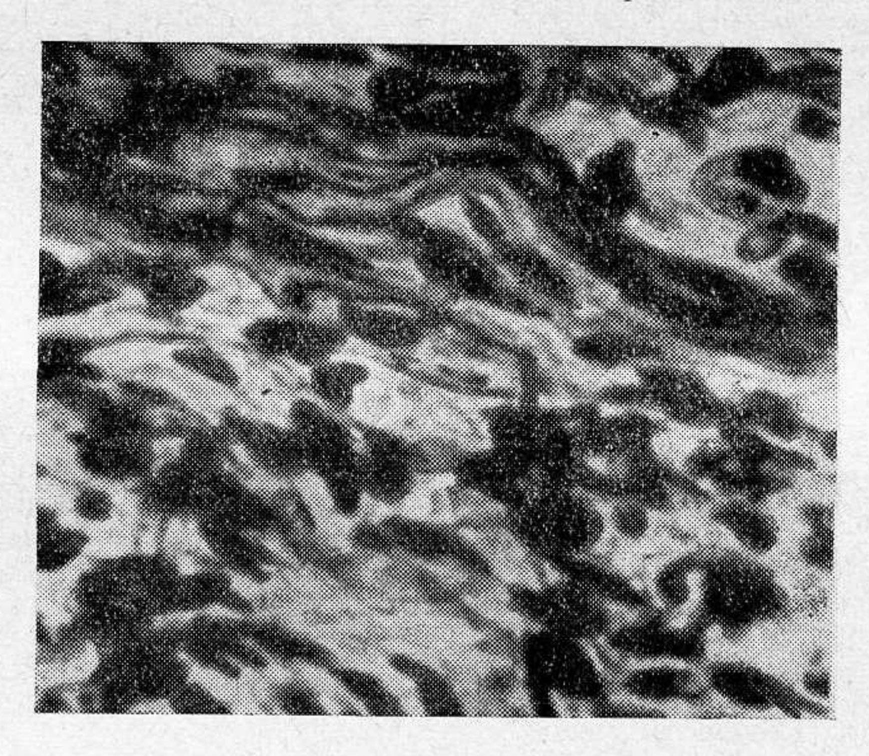


Рис. 1. Нервное сплетение в интерреналовой ткани надпочечника тритона. Импрегнация по Бильшовскому—Грос (микрофото, об. 40, ок. 10).

вены и ее притоков. В капсуле органа и в паренхиме обнаружены значительное скопление нервных клеток мультиполярной формы и нервные ганглии, состоящие из 20—30 клеток с примитивными нервными окончаниями. У сухопутных черепах установлена более обильная иннервация надпочечников, чем у суповой черепахи, у которой надпочечные железы относительно большие, листовидной формы, расположены на вентро-медиальной поверхности почек. Для ящериц и варанов характерны надпочечники в форме валиков оранжевого цвета, размещенные у краниомедиального полюса почек. Нервные элементы состоят из нервных сплетений, нервных окончаний и клеток с синаптическими аппаратами (рис. 2). Для змей характерны очень вытянутые надпочечники в виде длинных валиков над краниальными полюсами почек. Отмечено обильное кровоснабжение надпочечных желез. Вдоль органа расположены интраорганные и нервные компоненты, образующие нервные сплетения, афферентные нервные структуры, нервные клетки и микроганглии.

Надпочечники птиц приобрели ряд специфических признаков. Клетки коркового и мозгового вещества равномерно пронизывают друг друга. Вместе с клетками хромаффинной ткани в орган проникают нервные волокна и пучки. В надпочечниках пингвинов обнаружено большое количество нервных клеток и микроганглиев, состоящих из вегетатив-

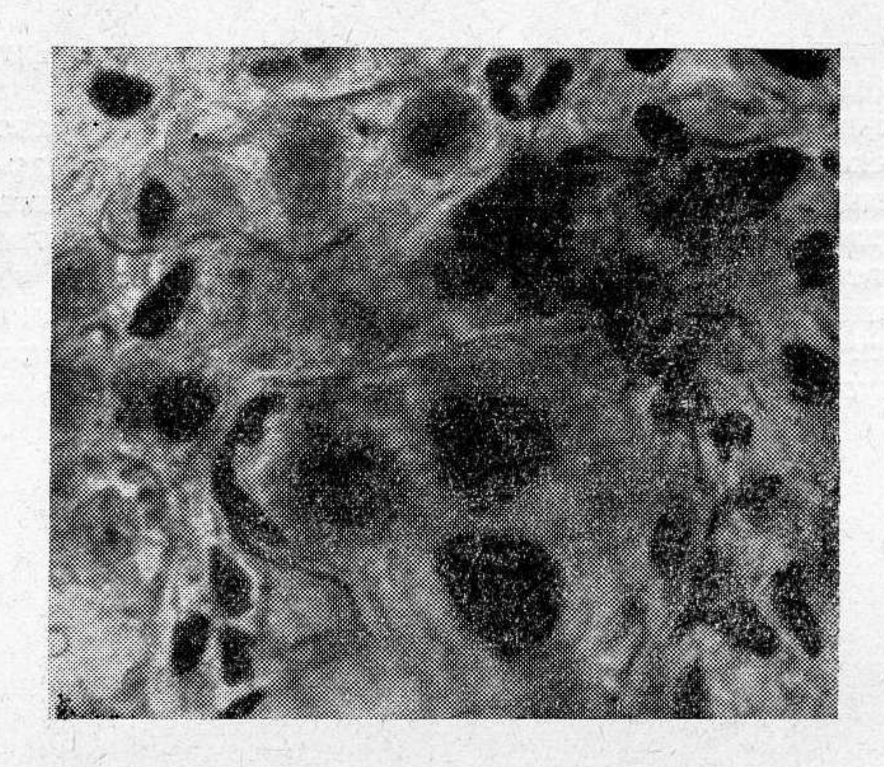


Рис. 2. Группа нервных клеток с синаптическими окончаниями, расположенная в периферическом отделе надпочечника варана. Импрегнация по Бильшовскому — Грос (микрофото, об. 40, ок. 20).



Рис. 3. Микроганглий по ходу нервного пучка в капсуле надпочечника воробья. Импрегнация по Бильшовскому—Грос (микрофото, об. 40, ок. 10).

ных нервных клеток с разнообразными синаптическими аппаратами (пуговчатой формы, булавовидной и в форме сложных корзинок). Обнаружены также сложные рецепторные аппараты. Такое своеобразие нервных структур надпочечников пингвинов можно, вероятно, объяснить условиями внешней среды — резкой гипотермией. Достаточно обильная иннервация надпочечных желез обнаружена нами также у птиц других отрядов. Выявлены разнообразные нервные окончания и

синаптические аппараты в надпочечной клетчатке, в капсуле и в паренхиме надпочечников (рис. 3).

Гистологические исследования строения клеток коркового вещества надпочечников показали, что эти железы у земноводных, пресмыкающихся и птиц еще не дифференцируются на зоны, а состоят из однотипных эпителиальных клеток.

Для млекопитающих характерно четкое разграничение коркового и мозгового вещества надпочечников, а также дифференциация коркового вещества на три зоны. Надпочечники у них состоят из плотной фиброзной капсулы, клубочковой, пучковой и сетчатой зон коркового

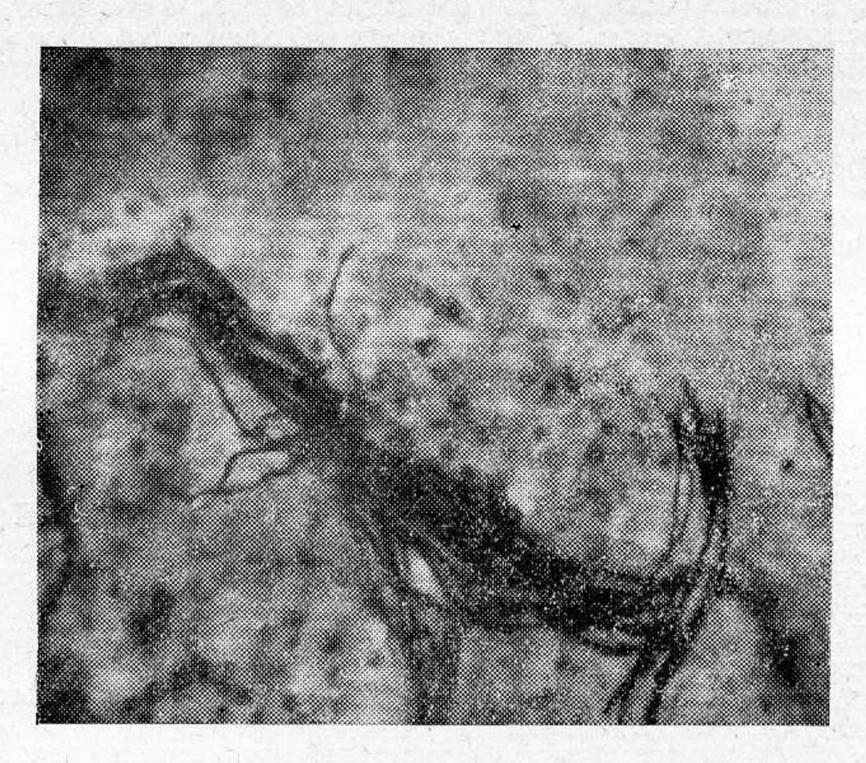


Рис. 4. Рецепторное поле в сетчатой зоне коркового вещества надпочечника кошки.
Импрегнация по Бильшовскому—Грос (микрофото, об. 40, ок. 10).

вещества и расположенного в центре мозгового вещества. Все отделы васкуляризованы. Нервные компоненты надпочечников млекопитающих представлены самыми разнообразными структурами: сложными нервными сплетениями, эфферентными и афферентными нервными аппаратами. Синаптические структуры имеют вид пуговок, петелек и сложных корзинок. Для рецепторных аппаратов характерны как простая усикообразная форма, так и более сложная — инкапсулированные клубочки. В равной степени обильно иннервируются капсула, корковое, мозговое вещество и сосудистая система. Наиболее сложные нервные компоненты обнаружены нами в надпочечниках хищных, копытных и особенно у приматов и человека (рис. 4). Ряд особенностей отмечен в иннервации надпочечников полуводных и роющих млекопитающих. Отличаются по своему строению и клетки отдельных зон коркового вещества у разных видов млекопитающих.

Макро-микроскопические исследования показали, что у млекопитающих в образовании надпочечного сплетения принимают участие ветви чревных, диафрагмальных и блуждающих нервов. Прямые ветви диафрагмальных и блуждающих нервов, идущие непосредственно к капсуле надпочечников, обнаружены только у человека. Иннервация надпочечников у представителей остальных классов позвоночных осущест-

вляется чревными нервами (исключение — рыбы, для которых характерна сегментарная иннервация).

Приведенные данные показывают, что в ходе эволюции позвоночных надпочечные железы приобретают новые адаптивные свойства. Клеточные структуры надпочечников дифференцируются и специализируются. Нервный аппарат желез также усложняется, специализируется и играет важную роль в регуляции и отправлении их функций.

ЛИТЕРАТУРА

Агарков Г. Б. 1963а. Современное состояние вопроса иннервации коркового вещества надпочечных желез. В сб.: «Современ. вопр. эндокринол.», 2, Медгиз.

Его же. 1963б. Нервові структури капсули та коркової речовини надниркових залоз лабораторних тварин. ДАН УРСР, 12.

Его же. 1964а. Нові дані, що доповнюють вчення про реакцію напруження. Тез. доп. VII з'їзду Укр. фізіол. т-ва. «Наукова думка», К.

Его же. 1964б. К вопросу о концепции Селье и нервной системе. X съезд Всесоюзн. физиол. о-ва, 2, 1. М.—Л.

Его же. 1964в. Нервный аппарат надпочечных желез. Медгиз.

Его же. 1965. Нервный аппарат надпочечных желез в филогенезе. Пробл. эндокринол. и гормонотерап., 1.

Его же. 1966. Иннервация надпочечных желез млекопитающих. В сб.: «Морфология реактивных изменений периферической нервной системы». К.

Богомолец А. А. 1905. К вопросу о микроскопическом строении надпочечных желез в связи с их отделительной деятельностью. Одесса.

Его же. 1909. К вопросу о микроскопическом строении и физиологическом значении надпочечных желез в здоровом и больном организме. Одесса.

Голуб Д. М. 1936. Развіцце наднырковых залоз у сысуноу. Зб. Псіхонеуралогічн. ін-та АН БССР.

Дзержинский Б. А. 1910. Развитие надпочечных желез, их гисто-, онто- и филогенез. Дисс., М.

Диздерев П. 1909. К вопросу о гистологическом строении надпочечников домашних животных. Дисс., Юрьев.

Дурицин Ф. А. 1902. Материалы к изучению строения надпочечных желез млекопитающих. Докт. дисс., Куйбышев.

Иванов Г. Ф. 1930. Хромаффинная и интерреналовая система человека. Госмедиздат, М.—Л.

Коблов Г. А. 1953. Чувствительная иннервация коркового вещества надпочечников. Вопр. морфол., 2.

Круминя У. Я. 1958. Эмбриональное развитие надпочечников у некоторых животных. Вопр. морфол. и физиол. Тр. Ин-та эксперим. мед. АН Латв. ССР, **17**.

Лобко П. И., Ковалева Д. В. 1958. О строении солнечного сплетения и иннервации надпочечных желез кошки. Сб. научн. раб. МГМИ, **21**.

Его же. 1961. Иннервация надпочечников желез кошки. Тез. докл. научн. конф. морфол. Восточной Сибири.

Его же. 1962. К сравнительной анатомии солнечного сплетения млекопитающих. II зоол. конф. БССР (тез. докл.).

Его же. 1963. Строение иннервационных связей надпочечных желез у некоторых экспериментальных животных. Тез. докл. научн. конф. МГМИ.

Его же. 1966. Строение узлов солнечного сплетения и их связей у животных и человека. Автореф. докт. дисс., Минск.

Мицкевич М. С. 1957. Железы внутренней секреции в зародышевом развитии птиц и млекопитающих. М.

Селье Г. 1960. Очерки об адаптационном синдроме. ИЛ., М.

Botar J. 1959. L'innervation de la moelle surrenale du chien. Riv. anatom. patol. et oncol. 2.

Lever J. 1953. Nerves fibres in the Adrenal cortex of the cat. Nature, 4359.

Soulie A. H. 1903. Recherches sur le development des capsules surrénales chez les vertébrés superieurs. J. l'anat. et physiol. normales et path. de l'homme et animaux, **39**, 5—6.

PROBLEM OF EVOLUTION OF THE SUPRARENAL GLANDS AND THEIR NERVE STRUCTURES IN VERTEBRATES

G. B. Agarkov

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

The formation of the suprarenal glands and their nervous apparatus in philogeny are inadequately discussed in the present literature. With the aim of investigating the morphology and innervation of these glands, the author studied them in representatives of all classes of vertebrates. The transformation of interrenal and chromaffin bodies of teleost fish into the complex paired suprarenals of the higher vertebrates is traced.

The results show that in the process of evolution complication and specialization occur in the nervous apparatus of the suprarenals and their nerve connections with the central nervous system, which are of importance in regulating and effecting the functions of the glands.